Caldasia 21 (2): 132-140

UNA NUEVA ESPECIE DE *AXONOPUS* (POACEAE: PANICOIDEAE: PANICEAE) DE LA GUAYANA DE COLOMBIA Y VENEZUELA

Diego Giraldo-Cañas

Instituto de Botánica Darwinion, c.c. 22, San Isidro 1642, Buenos Aires, Argentina.

Resumen

Se describe e ilustra *Axonopus piccae*, una nueva especie perteneciente a la serie *Barbigeri* G. A. Black, conocida únicamente de dos áreas de la región Guayana en Guainía (Colombia) y Bolívar (Venezuela). Su inflorescencia es politélica y truncada. Se comentan las características de su antecio superior sobre la base de microfotografías al microscopio electrónico de barrido. Se discuten sus relaciones morfológicas y anatómicas. Se presenta una clave para separar las especies afines.

Palabras clave: Amazonia, antecio superior, *Axonopus*, Colombia, Guayana, Paniceae, Poaceae, Venezuela.

Abstract

Axonopus piccae, a new species of the series *Barbigeri* G. A. Black, is described and illustrated. The new species is known only from two areas of Guayana Region: Guainía (Colombia) and Bolívar (Venezuela). Its inflorescence is polytelic and truncate. Based on SEM microphotographs, the characters of its upper anthecium are presented. Its morphological and anatomical relationships are discussed, and a key to the nearest species is provided.

Key words: Amazonia, *Axonopus*, Colombia, Guayana, inflorescence typology, Paniceae, Poaceae, Venezuela.

Introducción

Axonopus P. Beauv. es un género nativo de los trópicos y subtrópicos de América, con algunos representantes aparentemente introducidos en el Viejo Mundo. Reúne cerca de 75 especies (D. Giraldo, datos inéditos), distribuidas principalmente en el norte de Suramérica (Black 1963). Sus especies crecen principalmente por debajo de 1000 m, constituyendo importantes elementos en las sabanas naturales y en las formaciones vegetales de los escudos Guayanés y Brasileño (Giraldo-Cañas 1998). El género *Axonopus* incluye hierbas perennes o raras veces anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras y se distingue de otros miembros de la tribu Paniceae por presentar espiguillas solitarias en posición inversa, es decir, con la lema fértil en posición abaxial respecto al raquis.

Las repúblicas de Venezuela y Colombia (con 26 y 20 especies, respectivamente), junto con Brasil (34 especies), constituyen los países que presentan la mayor diversidad y endemismo para el género *Axonopus* (D.Giraldo, datos inéditos). Con este aporte, se adiciona una especie más para Colombia y Venezuela. La nueva especie que propongo aquí es producto de la revisión del género para América, investigación que adelanto como tesis doctoral en la Universidad Nacional de La Plata (Argentina).

Las muestras de los antecios superiores para las observaciones con el microscopio electrónico de barrido (MEB) las obtuve de material seco de herbario. Éstas las sometí a una limpieza previa a la metalización con xileno y ultrasonido por espacio de 15 minutos, con el fin de remover ceras e impurezas; luego las sequé a temperatura ambiente por espacio de 8 horas. Posteriormente, las metalicé con una aleación de oro-paladio en un metalizador BAL-TEC, modelo SCD-050. Las observaciones las realicé en un microscopio electrónico de barrido Zeiss DSM-940A. En el análisis tipológico adopté la terminología de la escuela de Troll (Weberling 1983, Vegetti 1991a, 1991b, Cámara-Hernández & Miante-Alzogaray 1994, Rúa & Weberling 1995, Vegetti & Anton 1996, Weberling et al. 1997).

Axonopus piccae D. Giraldo-Cañas, sp. nov. (Figs. 1-3)

Tipo: COLOMBIA. GUAINÍA. Laja with indian clearing opposite the junction of the Río Negro, brazo Casiquiare and Río Guainía. Weedy area on Laja, 65 m, 25 jun 1984, *G. Davidse & J. Miller 26620* (holótipo, COL; isótipos, MO, VEN).

Diagnosis. Gramen perenne, caespitosum; culmi erecti < 110 cm alti; folia equitantia; nodi dense pilosi; vaginae equitantes, glabrae, 10-33 cm longae. Ligula ca. 1 mm longa. Laminae lanceolatae, glabrae, 0.5-47 cm x 4-17 (-20) mm. Inflorescentiae terminales, erectae; pedunculi 1-3, < 70 cm longi; racemi 8-24, erecti, 7-27 cm longi; pedicelli scabri. Spiculae ellipsoidea, 2.2-2.9 mm longae, 0.8-1 mm latae. Gluma superior spiculam aequans, 5-nervis. Anthoecia supera ellipsoidea, 0.3-0.5 mm spicula brevior, straminea, ad apicem breviter molliterque pilosa; lodiculae 2, ca. 0.3 mm longae; stamina 3; antherae 0.7-1 mm longae, 0.2-0.4 mm latae.

Descripción. Plantas perennes, cespitosas, robustas. *Cañas* simples hasta de 110 cm de altura, erguidas; raíces gruesas y tiesas; catafilos glabros de 2.2-7.8 cm de largo, o sin los mismos; hojas equitantes, laxas a densas, basales; entrenudos 1-2, de 18-30 cm de largo, glabros, estriados; nudos de 4-6 mm de largo, pilosos, con pelos adpresos de < 2.5 mm de largo. *Vainas* de 10-33 cm de largo, con márgenes nacaradas y membranáceas, glabras; región ligular bien diferenciada; cuello glabro o glabrescente. *Lígula* ca. 1 mm de largo, cortamente membranáceo-ciliada, con pelos cortos, tiesos, rectos, ca. 0.5 mm de largo. *Láminas* de 0.5-47 cm de largo x 4-17 (20) mm de ancho, oblongo-lineales, planas, algunas con bordes revolutos, glabras, raramente ciliadas hacia la región ligular, con pelos de 1-3 mm de largo, los márgenes escabriúsculos, el ápice retuso. *Inflorescencias* 1-3, terminales, exsertas; pedúnculo erecto, hasta de 70 cm de largo, glabrescente, escabriúsculo, estriado; panojas de 20-30 cm de largo, piramidales, densas a medianamente densas, simples a ramificadas en su región proximal; eje principal de 7-15 cm de largo; pulvínulos pilosos; racimos 8-24, ascendentes, alternos, subopuestos, ocasionalmente subverticilados, de 7-27 cm de largo; raquis triquetro, escabroso, glabrescente; pedicelos escabrosos. *Espiguillas* ovoides a elipsoides, de 2.2-2.6 (-2.9) mm de largo x 0.8-1 mm de ancho, pilosas, con pelos cortos, adpresos y distribuidos irregularmente o dispuestos longitudinalmente en los espacios internervales, pajizas, verde claras o con tintes purpúreos, articulación pedicelo-espiguilla pilosa o glabrescente, subsésiles, las espiguillas basales de los racimos inferiores pediceladas (pedicelo de 1.8-2.3 mm de largo). *Gluma superior* tan larga como la espiguilla, 5-nervia, nervios prominentes (escabriúsculos hacia su porción distal), generalmente el nervio medio más débil que los laterales, traslúcida; *lema inferior* 5-nervia, glumiforme, tan larga como la gluma superior o apenas ca. 0.2 mm más corta. *Antecio superior* elipsoide, 0.3-0.5 mm más corto que la espiguilla, 0.7-0.9 mm de ancho, finamente papiloso en toda su superficie, pajizo a dorado, con un penacho apical laxo de pelos cortitos; lodículas 2, ca. 0.3 mm de long., oblongas, carnosas, cobrizas a púrpuras; anteras 3, dorsifijas, de 0.7-1 mm de largo x 0.2-0.4 mm de ancho, púrpuras; filamentos de 0.2-0.4 mm de largo, púrpuras a pajizos; tecas adnadas y paralelas; estigmas plumosos, cobrizos a purpúreos. *Cariopsis* no vista.

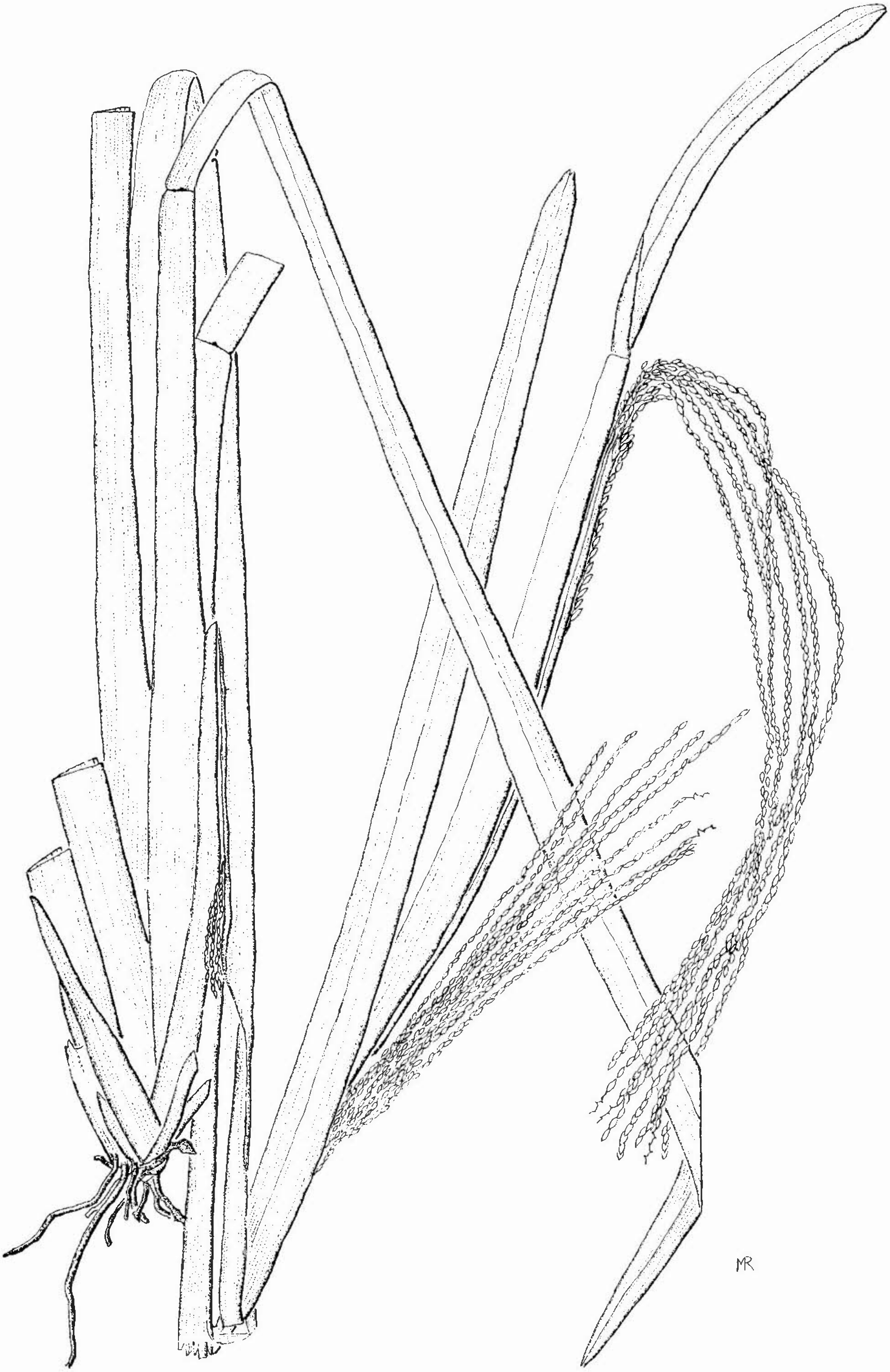

Figura 1. *Axonopus piccae* Giraldo-Cañas. *G. Davidse & J. Miller 26620.*

Número Cromosómico. n = 30 [según la etiqueta del ejemplar *G. Davidse et al. 4955* (MO)].

Etimología. La nueva especie la dedico a mi amado hermano Pablo Picca, un entusiasta y brillante naturalista, estudioso de las familias Fagaceae y Marcgraviaceae.

Parátipo. VENEZUELA. BOLÍVAR: 32 km N of La Ciudadela on way down from La Gran Sabana along highway to El Dorado. Growing along roadside in montane forest, 890 m alt., 6 dic 1973, *G. Davidse, M. Ramia & R. Montes 4955* (MO, VEN).

Distribución y Hábitat. *Axonopus piccae* es conocida sólo de las lajas de Guainía (Amazonia oriental colombiana) y de la Gran Sabana en el estado de Bolívar (Venezuela), formaciones pertenecientes al Escudo Guayanés. Esta especie crece junto con *Axonopus* spp. (serie *Barbigeri* y sección *Cabrera*), *Otachyrium versicolor* (Doell) Henrard, *Paspalum* spp. (grupo *Ceresia*), *Thrasya* spp. (Poaceae), *Aechmea* sp., *Vriesea* sp. (Bromeliaceae), *Bulbostylis* spp. (Cyperaceae), *Anemia* sp. (Pteridophyta), *Vellozia* sp. (Velloziaceae), *Xyris* spp. (Xyridaceae), varias especies de Rapateaceae y Eriocaulaceae, *Heteropterys* spp., *Stigmaphyllon* spp. (Malpighiaceae), *Siphanthera* sp. (Melastomataceae), *Palicourea* spp. (Rubiaceae), entre otras. El componente arbóreo y arbustivo de estas formaciones rocosas está representado principalmente por *Clusia* spp. (Clusiaceae), *Senefelderopsis chiribiquetensis* Steyermark (Euphorbiaceae), *Acanthella sprucei* Hook. f. (Melastomataceae), *Ouratea* spp. (Ochnaceae) y *Byrsonima crassifolia* H. B. K. (Malpighiaceae), entre otras.

Antecio Superior. La lema posee las márgenes enrolladas sobre la pálea, cubriendo ca. 3/5 partes de ésta y encerrando el ápice de la misma (Fig. 2a). La superficie adaxial de la lema y pálea es lisa, brillante y nacarada. La epidermis abaxial de la lema y pálea posee papilas, cuerpos de sílice, micropelos y macropelos (Fig. 2a-d). Las papilas son simples, altas, numerosas, de tamaño variable, con la porción apical plana a aguda; éstas se presentan sobre toda la superficie del antecio, organizadas en filas longitudinales. Los cuerpos de sílice son exfoliados, escasos y se concentran principalmente en la región distal del antecio, exhibiendo una forma redondeada a suborbicular. Por su parte, los cuerpos de sílice del pedicelo (Fig. 2f) son abundantes y fuertemente lobulados (3-5 lóbulos), acompañados por un gran número de pelos engrosados, cortos y rígidos, imprimiéndole así el carácter escabroso a los pedicelos (Fig. 2e). Los micropelos son bicelulares, fusiformes, escasos y se localizan principalmente hacia la región apical de la lema y pálea en dirección distal y se distribuyen irregularmente. Los macropelos se localizan en la porción distal de la lema a manera de penacho y se presentan en número variable y de diferente longitud. El antecio superior de esta especie presenta varias características en común con algunas especies de la serie *Barbigeri* [*A. anceps* (Mez) Hitchc., *A. hitchcockii* G. A. Black, *A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc., *A. schultesii* G. A. Black y *A. zuloagae* D. Giraldo-Cañas] (Giraldo-Cañas 1997).

Tipología. La estructura de *Axonopus piccae* se ajusta al modelo generalizado entre las Poaceae (véanse Rúa & Weberling 1995, Vegetti & Anton 1996, Weberling et al. 1997). Cada planta está constituida por una serie de vástagos equivalentes de orden de ramificación sucesiva. Estos vástagos muestran la secuencia de diferenciación típica de las sinflorescencias y pueden ser tratados como ejes de innovación. En cada vástago se puede diferenciar una porción distal que lleva exclusivamente paracladios florales, denominada *antotagma*, de una proximal provista de nomofilos, el *trofotagma*. En la región del trofotagma se pueden distinguir, a su vez, una zona proximal, cuyos entrenudos permanecen cortos, de otra distal en la cual se alargan notablemente. Según Rúa & Weberling (1995), la zona proximal constituiría una zona de innovación, mientras que la distal representaría una zona de inhibición o de enriquecimiento. Por su parte, el antotagma constituye la unidad de floración [unidad de floración = inflorescencia (Fig. 3a), *sensu* Sell 1976].

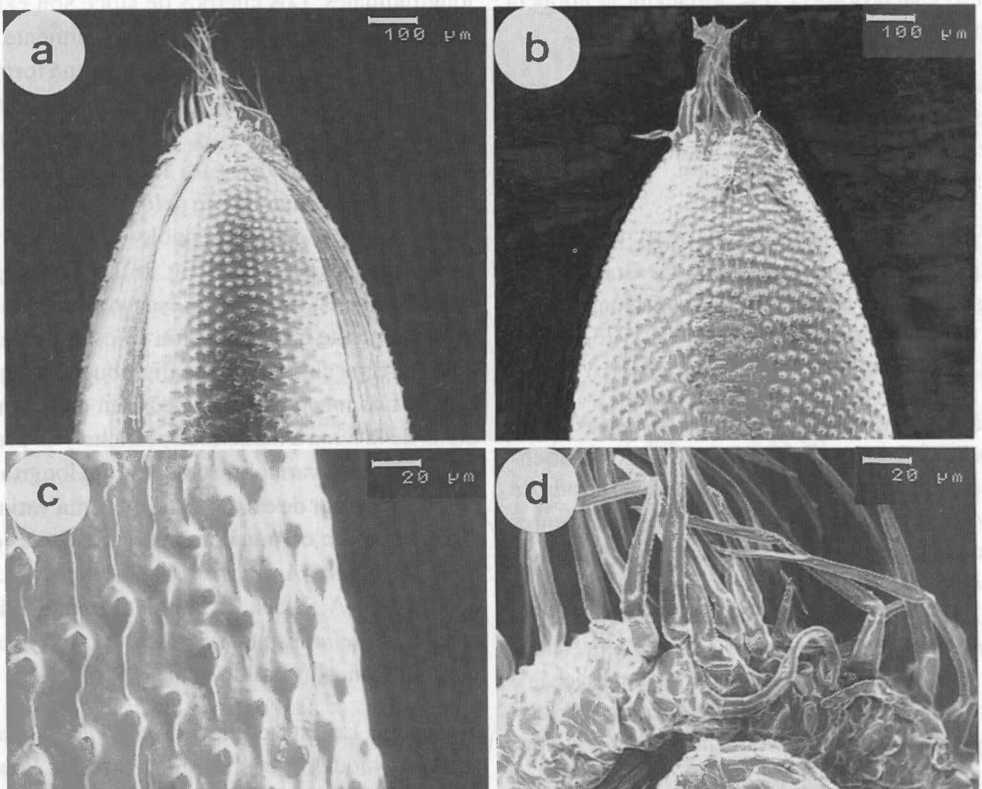
a
100 µm
b
100 µm
c
20 µm
d
20 µm
e
100 µm
f
10 µm

Figura 2. Antecio superior de *Axonopus piccae*. **a**. visto del lado de la pálea. **b**. visto del lado de la lema. **c**. papilas de la lema. **d**. detalle del penacho apical. **e**. inserción de la espiguilla. **f**. detalle de los cuerpos de sílice del pedicelo de la espiguilla. *G. Davidse & J. Miller 26620.*

La inflorescencia nace en el último nudo caulinar de las cañas principales, siendo siempre exserta y su disposición tridimensional es radiada (con paracladios en todas las direcciones). La inflorescencia es piramidal (los paracladios largos disminuyen de longitud acrópetamente), densa y exhibe un número variable de paracladios largos de primer orden LPc' (8-24). Esta inflorescencia carece de brácteas, a excepción de aquellas que conforman las espiguillas (gluma superior, lemas inferior y superior y pálea superior, Fig. 3b). Dado que no existen brácteas y profilos asociados a los paracladios largos, éstos se denominan paracladios largos sin trofotagma. Algunos paracladios largos proximales se ramifican en paracladios de órdenes consecutivos (LPc", Fig. 3a), los cuales repiten la estructura de aquéllos. Los paracladios largos siempre terminan en una espiguilla fértil (espiguilla = florescencia).

Por otra parte, las espiguillas son bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, quedando el antecio inferior representado por la lema estéril) y responden al plan básico de las Paniceae (Cialdella & Vega 1996) (Fig. 3b). Estas se disponen en 2 hileras alternas en la porción inferior de un raquis triquetro, siendo solitarias, pediceladas. Las espiguillas son elipsoides y están dorsiventralmente comprimidas, desarticulando por debajo de la gluma superior. Las anteras de *A. piccae*, al igual que las de todas las especies del género, son dorsifijas, a diferencia de lo expuesto por Anton (1982: 88) quien las citó como basifijas.

Sobre la base de estas observaciones, puedo concluir que la inflorescencia de *A. piccae* corresponde al tipo politélico truncado, pues carece de flor terminal y aunque los paracladios terminan en una espiguilla fértil (espiguilla terminal), la presencia de la pálea superior define la condición lateral de la flor (Clayton 1990, Vegetti 1991b, Cámara-Hernández & Miante-Alzogaray 1994, Cialdella & Vega 1996, Soreng & Davis 1998), puesto que las páleas son homólogas a los profilos y éstos sólo se desarrollan en ramificaciones axilares y, así, la flor no es verdaderamente terminal (Soreng & Davis 1998). Como anoté anteriormente, las espiguillas son solitarias, carácter que pudo derivarse del truncamiento del eje primario de un paracladio corto de segundo orden, el cual a su vez habría perdido la espiguilla terminal. Por tal razón, las espiguillas de *Axonopus* son paracladios cortos (laterales) de segundo grado truncados (Kpc").

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS Y FITOGEOGRÁFICAS. Por sus características exomorfológicas (plantas perennes, robustas, cespitosas, hojas equitantes, racimos numerosos, raquis glabro y escabroso, gluma superior 5-nervia, nervios prominentes), *A. piccae* debe ser ubicada en la serie *Barbigeri* G. A. Black de la sección *Axonopus*. Por todas las características mencionadas (exomorfológicas, anatómicas y tipológicas), esta especie correspondería a un miembro primitivo del género *Axonopus*; estas características, a su vez, corresponden a todos los miembros de la serie *Barbigeri* (datos inéditos). Esta suposición estaría de acuerdo con el patrón de distribución del género (Giraldo-Cañas 1997), donde los miembros más primitivos se localizarían en los escudos Guayanés y Brasileño [los cuales forman el núcleo precámbrico del continente suramericano (Briceño & Schubert 1992, Gröger 1994)], áreas en las cuales se presenta una alta diversidad y un gran endemismo de especies pertenecientes a la serie *Barbigeri*. Por otra parte, la cordillera de los Andes es la barrera de distribución de todas las especies de la serie *Barbigeri* (datos inéditos), no encontrándose ningún miembro de ésta en los Andes, Chocó biogeográfico, Mesoamérica y Norteamérica (excepto *A. scoparius* (Flüggé) Kuhlm., una especie ruderal), a diferencia de los miembros más evolucionados (serie *Axonopus* y sección *Cabrera* (Lag.) Chase), los cuales exhiben una distribución más amplia, desde el sur de Norteamérica hasta Paraguay y Argentina. Dentro de este contexto, se podría esperar que las pocas especies endémicas de Centroamérica sean recientemente derivadas, pues ofrecen todas las características exomorfológicas, anatómicas y tipológicas para considerarlas como tal (datos inéditos).

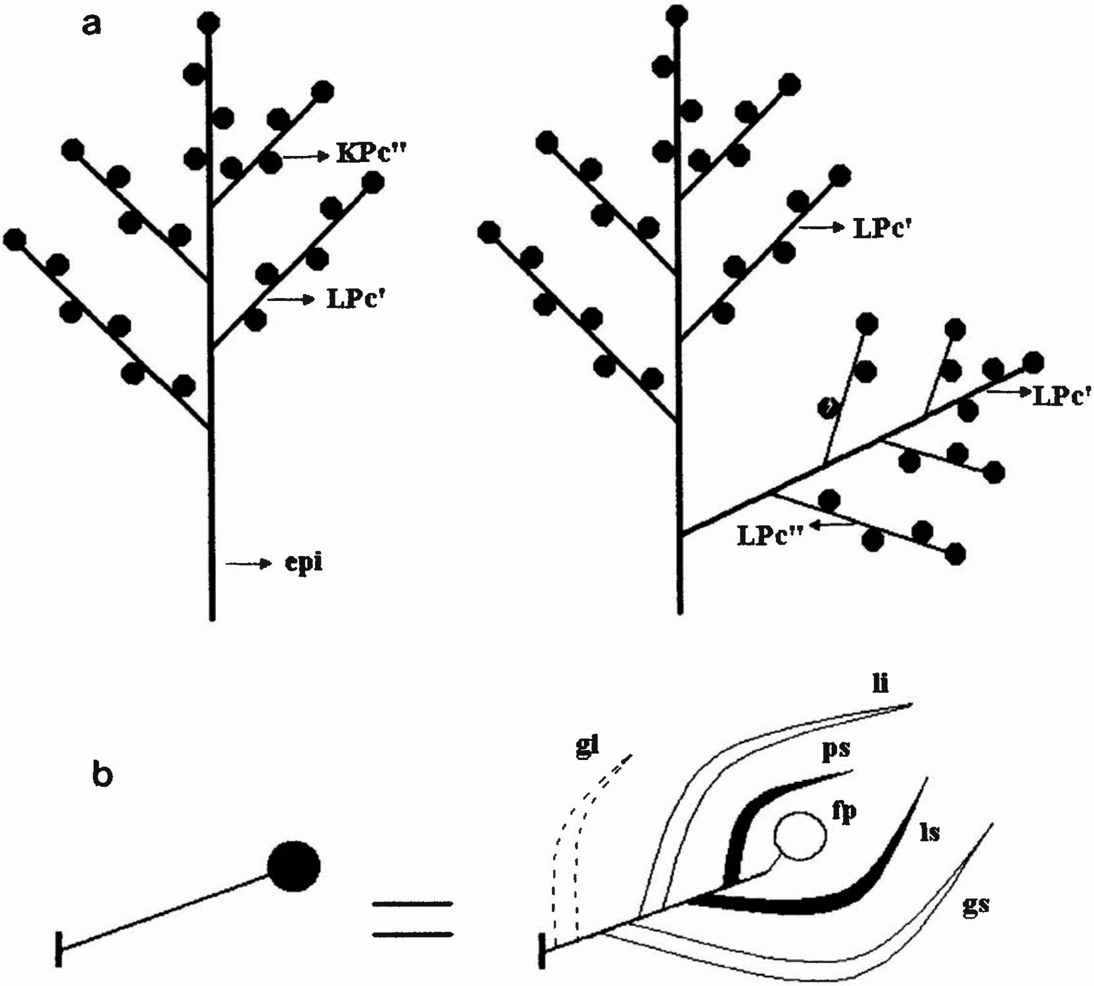

Figura 3. Tipología de la inflorescencia de *Axonopus piccae*. **a**. Esquema general de la unidad de floración (inflorescencia). **b**. Estructura de la espiguilla biflora. Referencias: círculo negro: espiguilla; epi: eje principal de la inflorescencia; LPc': paracladio largo de primer orden; LPc'': paracladio largo de segundo orden; KPc'': paracladio corto de segundo orden; fp: flor perfecta; ps: pálea superior; ls: lema superior; li: lema inferior; gs: gluma superior; gi: gluma inferior (la línea punteada indica que esta bráctea está ausente) (véase explicación en el texto). *G. Davidse & J. Miller 26620, G. Davidse, M. Ramia & R. Montes 4955.*

Bajo un examen ligero, *A. piccae* podría ser confundida con otras dos especies de la serie *Barbigeri*, por lo que considero conveniente proporcionar la siguiente clave para diferenciarlas.

Clave para separar las especies afines a *Axonopus piccae*

1. Lígula de 0.2-0.4 mm de largo; gluma superior 2-5-nervia, el nervio medio inconspicuo

o ausente; espiguillas de (2.2-) 2.6-3 mm de largo; antecio superior 0.6-1 mm más corto que la gluma superior ....*A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc.

1'. Lígula de 1 mm de largo; gluma superior 5-nervia, todos los nervios prominentes o el nervio medio menos marcado que los laterales pero nunca ausente.............................2

2. Espiguillas de 3.4-4 mm de largo; antecio superior 1.2-1.4 mm más corto que la gluma superior ....*A. hitchcockii* G. A. Black

2'. Espiguillas de 2.2-2.9 mm de largo; antecio superior 0.3-0.5 mm más corto que la gluma superior ....*A. piccae* D. Giraldo-Cañas

Agradecimientos

Quiero manifestar mi profundo agradecimiento al Instituto de Botánica Darwinion (San Isidro, Buenos Aires, Argentina) por las facilidades brindadas para el desarrollo del estudio del género *Axonopus*; a F. Zuloaga y O. Morrone por su grata dirección de la tesis doctoral; a R. Bernal y dos evaluadores anónimos por sus valiosos comentarios; a D. Rodríguez por su valiosa colaboración con el microscopio electrónico; a M. Romero por la elaboración de la ilustración y a mis hermanos C. Hernando, Liliana, Mercedes y Pablo por su colaboración durante el desarrollo de mis estudios del género *Axonopus*.

Literatura citada

Anton, A. 1982. Estudio sobre la biología reproductiva de *Axonopus fissifolius* (Poaceae). Boletín Sociedad Argentina de Botánica 21: 81-130.

Black, G. A. 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). Advancing Frontiers Plant Sciences 5: 1-186.

Briceño, H. & C. Schubert. 1992. Geología, pp. 53-60, en O. Huber (ed.), *Chimantá, Escudo de Guayana, Venezuela: un ensayo ecológico tepuyano*. O. Todtmann Editores, Caracas.

Camara-Hernández, J. & A. Miante-Alzogaray. 1994. Politely: a general character in Poaceae. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 68: 249-261.

Cialdella, A. & A. Vega. 1996. Estudios sobre la variación estructural de las espiguillas en géneros de la tribu Paniceae (Poaceae). Darwiniana 34: 173-182.

Clayton, W. 1990. The spikelet. Págs. 32-51 en: G. Chapman (ed.). *Reproductive versatility in the grasses*. Cambridge University Press, Cambridge.

Giraldo-Cañas, D. 1997. Revisión de las especies colombianas de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Informe final de investigación, beca 96-P4, Red Latinoamericana de Botánica. Santiago, Chile.

Giraldo-Cañas, D. 1998. Nuevas especies de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Amazonia colombiana. Caldasia 20: 87-92.

Gröger, A. 1994. Análisis preliminar de la flórula y vegetación del monumento natural "Piedra La Tortuga", estado Amazonas, Venezuela. Acta Botanica Venezuelica 17: 128-153.

Rua, G. & F. Weberling. 1995. Growth form and inflorescence structure of *Paspalum* L. (Poaceae: Paniceae): a comparative morphological approach. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 69: 363-431.

Sell, Y. 1976. Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. Génera Botanique 83: 247-267.

Soreng, R. & J. Davis, 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): Simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. The Botanical Review 64: 1-85.

Vegetti, A. 1991a. Sobre la politelia en las inflorescencias de Poaceae. Kurtziana 21: 275-278.

Vegetti, A. 1991b. Notes on monotely in Poaceae inflorescences. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 66: 347-350.

Vegetti, A. & A. Anton. 1996. The synflorescence concept in Poaceae. Flora 191: 231-234.

WEBERLING, F. 1983. Fundamental features of modern inflorescence morphology. Bothalia 14: 917-922.

WEBERLING, F., U. MÜLLER-DOBLIES, D. MÜLLER-DOBLIES & G. RUA. 1997. Hacia una terminología descriptiva y morfologico- comparativa para inflorescencias complejas. Boletín Sociedad Argentina de Botánica 32: 171-184.

Recibido el 20 de diciembre de 1998
Versión final aceptada el 17 de junio de 1999